

МАРКЕР-ОРИЕНТИРОВАННАЯ СЕЛЕКЦИЯ ЯРОВОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ НА ПОВЫШЕНИЕ УРОЖАЙНОСТИ, КАЧЕСТВА ЗЕРНА, УСТОЙЧИВОСТИ К БОЛЕЗНЯМ И ЗАСУХЕ В УСЛОВИЯХ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

С. С. Шепелев, заведующий лабораторией генетики зерновых культур, кандидат сельскохозяйственных наук, ss.shepelev@omgau.org, ORCID ID: 0000-0002-4282-8725;
И. В. Потоцкая, профессор кафедры агрономии, селекции и семеноводства, доктор сельскохозяйственных наук, iv.pototskaya@omgau.org, ORCID ID: 0000-0003-3574-2875;
А. С. Чурсин, заведующий лабораторией селекции и семеноводства полевых культур, кандидат сельскохозяйственных наук, as.chursin@omgau.org, ORCID ID: 0000-0001-6797-6145;
А. И. Моргунов, ведущий научный сотрудник лаборатории селекции и семеноводства полевых культур, кандидат сельскохозяйственных наук, alexey.morgounov@gmail.com, ORCID ID: 0000-0001-7082-5655;
В. П. Шаманин, профессор кафедры агрономии, селекции и семеноводства, доктор сельскохозяйственных наук, vp.shamanin@omgau.org, ORCID ID: 0000-0003-4767-9957
ФГБОУ ВО «Омский государственный аграрный университет имени П. А. Столыпина» (ФГБОУ ВО Омский ГАУ),
644008, Омская обл., г. Омск, Институтская пл., д. 1

Вызовы, предъявляемые современным потребительским рынком, изменением климата, возрастанием числа эпифитотийных и засушливых лет, диктуют необходимость ускорения селекции пшеницы по целому комплексу признаков, в первую очередь связанных с повышением урожайности, качества зерна, устойчивости к болезням и засухе. Маркер-ориентированная селекция позволяет сократить сроки создания сортов с заданными параметрами в условиях конкретного региона. Цель настоящей работы – выявление KASP-маркеров, ассоциированных с генами ценных признаков в коллекционном и селекционном материале пшеницы, и эффективных SNP-локусов для маркер-ориентированной селекции в условиях Западной Сибири. Идентификация генов, контролирующей хозяйственно ценные признаки, с использованием 64-х KASP-маркеров в 2020 г. выполнена в лаборатории LGC-Genomics (Великобритания). Установлено, что платформы генотипирования SNP-локусов большого количества сортов современной селекции имели значительное сходство, несмотря на географическую разобщенность сортов, что свидетельствует об уязвимости зернового производства в случае масштабных эпифитотий и засухи. Выявлены различия по идентифицированным SNP-локусам и частоте их встречаемости между сортами современной селекции, стародавней пшеницы и селекционного материала на основе синтетической пшеницы. По результатам фенотипирования изученных образцов в полевых сезонах 2020–2021 гг. отмечено достоверное влияние параметров корневой системы (гены *TraesCS2D01G395500.1* и *TraesCS4D01G341800.1* в хромосомах 2D и 4D) на увеличение крупности зерна и урожайности; гена засухоустойчивости *TaDreb-B1* – на увеличение озерненности колоса и урожайности. В повышение питательной ценности зерна и накопление белка в зерне существенный вклад вносили гены *GPC-B1* и *TraesCS2D01G316300.1*, отвечающие за ремобилизацию азота, накопление белка и сухой биомассы в зерне. Маркер-контролируемым отбором в КСИ выделены сорта, достоверно превышающие стандарты по урожайности, с комплексом генов, имеющих положительные эффекты на качество зерна, устойчивость к болезням и засухе.

Ключевые слова: пшеница, сорт, урожайность, качество зерна, устойчивость, KASP-маркеры.

Для цитирования: Шепелев С. С., Потоцкая И. В., Чурсин А. С., Моргунов А. И., Шаманин В. П. Маркер-ориентированная селекция яровой мягкой пшеницы на повышение урожайности, качества зерна, устойчивости к болезням и засухе в условиях Западной Сибири // Зерновое хозяйство России. 2023. Т. 15, № 2. С. 18–25. DOI: 10.31367/2079-8725-2023-85-2-18-25.



MARKER ASSISTED SELECTION (MAS) OF SPRING BREAD WHEAT TO IMPROVE PRODUCTIVITY, GRAIN QUALITY, RESISTANCE TO DISEASES AND DROUGHT IN THE CONDITIONS OF WESTERN SIBERIA

S. S. Shepelev, head of the laboratory for grain crop genetics, Candidate of Agricultural Sciences, ss.shepelev@omgau.org, ORCID ID: 0000-0002-4282-8725;
I. V. Pototskaya, professor of the department of agronomy, breeding and seed production, Doctor of Agricultural Sciences, iv.pototskaya@omgau.org, ORCID ID: 0000-0003-3574-2875;
A. S. Chursin, head of the laboratory for field crops' breeding and seed production, Candidate of Agricultural Sciences, as.chursin@omgau.org, ORCID ID: 0000-0001-6797-6145;
A. I. Morgunov, leading researcher of the laboratory for field crops' breeding and seed production, Candidate of Agricultural Sciences, alexey.morgounov@gmail.com, ORCID ID: 0000-0001-7082-5655;
V. P. Shamanin, professor of the department of agronomy, breeding and seed production, Doctor of Agricultural Sciences, vp.shamanin@omgau.org, ORCID ID: 0000-0003-4767-9957
FSBEI HE "Omsk State Agrarian University named after P.A. Stolypin" (FSBEI HE Omsk SAU)
644008, Omsk region, Omsk, Institutskaya Sq., 1

The challenges at the modern consumer market, climate change, an increase in the number of epiphytotic and arid years dictate the necessity to accelerate wheat breeding for a whole range of traits and, above all, those associated with an improvement of productivity, grain quality, resistance to diseases and drought. Marker assisted selection (MAS) allows reducing time for developing varieties with specified parameters in the conditions of a particular region. The purpose of the current work was to identify KASP-markers associated with genes of valuable traits in the collection and breeding material of wheat and effective SNP-loci for marker assisted selection (MAS) in Western Siberia. Identification of genes that control economically valuable traits using 64 KASP-markers in 2020 was performed in the LGC-Genomics laboratory (Great Britain). It was found that the platforms for genotyping SNP-loci of a large number of current varieties had a significant similarity, despite the geographical separation of varieties, which indicated the vulnerability of grain production during large-scale epiphytotic and drought. There have been found differences in the identified SNP-loci and their frequency of occurrence between current varieties, ancient wheat varieties, and breeding material based on synthetic wheat. According to the results of phenotyping of the studied samples in the field seasons of 2020–2021 there has been shown a significant effect of the root system's parameters (genes *TraesCS2D01G395500.1* and *TraesCS4D01G341800.1* in chromosomes 2D and 4D) on grain size and productivity improvement. The drought resistant gene *TaDreb-B1* has affected on an increase of grain content of a head and productivity. The genes *GPC-B1* and *TraesCS2D01G316300.1*, which are responsible for nitrogen remobilization, protein and dry biomass accumulation in grain, significantly contributed to the improvement of nutritional grain value and accumulation of protein in grain. Due to marker-controlled selection in the CVT, there have been identified the varieties that significantly exceeded productivity standards, with a complex of genes that have positive effects on grain quality, resistance to diseases and drought.

Keywords: wheat, variety, productivity, grain quality, resistance, KASP-markers.

Введение. В Западной Сибири ежегодно производят более 10 млн т высококачественного зерна пшеницы, из которых до 50 % экспортируют в страны Центральной Азии, Ближнего Востока и в Китай. Для наращивания экспортного потенциала и обеспечения внутреннего спроса РФ необходимо увеличивать валовые сборы зерна пшеницы высокого качества. Генотипические особенности возделываемых сортов играют важную роль в формировании урожайности и качества зерна пшеницы (Шаманин и др., 2018). Внедрение в селекционный процесс новых генетических технологий, таких как маркер-ориентированная селекция, маркер-контролируемый отбор и геномная селекция, позволило сократить сроки создания сортов с заданными признаками и повысить эффективность переноса целевых генов в селекционный материал (Rasheed and Xia, 2019). Поиск генетических источников с ценными аллельными вариантами генов, контролирующими технологические свойства зерна и муки, включая их идентификацию, необходим для получения генетически детерминированных сортов сильной и ценной по качеству пшеницы (Хлесткина и др., 2016; Shchukina et al., 2020). Актуальным направлением селекции является преодоление отрицательной взаимосвязи между урожайностью и качеством зерна пшеницы, так как производству необходимы сорта пшеницы с улучшенными технологическими и питательными свойствами и высоким уровнем урожайности (Li et al., 2021). В Индии получены высокоурожайные линии, устойчивые к ржавчинным болезням, сочетающие в генотипе функциональный аллель *Gpc-B1* (Grain protein content), определяющий высокое содержание белка в зерне, и локусы, кодирующие высокомолекулярные субъединицы глютенина (HMW-GS) *Glu-A1-1/Glu-A1-2*, *Glu-D1* (Gautam et al., 2020; Gupta et al., 2022). Примером успешного пирамидирования генов количественных и качественных признаков служит сорт китайской селекции Zhengmai 7698. При его создании было исполь-

зовано 26 ДНК-маркеров, ассоциированных с генами, контролирующими качество клейковины, твердозерность, цвет муки, устойчивость к мучнистой росе и желтой ржавчине, устойчивость к предуборочному прорастанию зерна (Li et al., 2018).

Важнейшими характеристиками качества зерна пшеницы в нашей стране является содержание белка и клейковины. Дикий тип аллеля *Gpc-B1*, ускоряющий старение флаговых листьев, оказывает плеiotропное воздействие на ремобилизацию азота, накопление белка, микроэлементов Fe и Zn в зерне и имеет незначительное отрицательное влияние на урожайность (Tabbitta et al., 2017). Для гена *Gpc-B1* (хромосома 6BS), обладающего большим потенциалом для улучшения питательной ценности и технологических свойств зерна пшеницы, были разработаны диагностические маркеры. Реологические свойства теста, в частности его газодерживающая сила, упругость и растяжимость, существенно зависят от содержания в клейковине высокомолекулярных субъединиц глютенина (Kuchel et al., 2006). Аллели *Glu-A1* (1) и (2*) высокомолекулярного глютенина, улучшающие хлебопекарное качество, были маркированы на хромосоме 1A, *Glu-D1* (5+10) – на хромосоме 1D. Для отбора генотипов в ранних гибридных популяциях, несущих данные аллели, разработаны ДНК-маркеры, используемые в селекционных программах (Ravel et al., 2020). Конкурентная аллель-специфическая ПЦР (KASP™) представляет собой универсальную технологию генотипирования, обеспечивающую высокую производительность с минимальными затратами времени и средств (Rasheed et al., 2016).

Цель исследований – выявление KASP-маркеров, ассоциированных с генами ценных признаков в коллекционном и селекционном материале пшеницы, и эффективных SNP-локусов для маркер-ориентированной селекции в условиях Западной Сибири.

Материалы и методы исследований. Коллекция сортов и линий, селекционный ма-

териал яровой мягкой пшеницы, включенные в платформу генотипирования, изучались

на малом опытном поле Омского ГАУ в 2020–2021 гг. (табл. 1).

Таблица 1. Селекционный материал яровой мягкой пшеницы, включенный в платформу генотипирования, 2020–2021 гг.

Table 1. Breeding material of spring bread wheat, included in the genotyping platform, 2020–2021

№ группы	Источник получения материала	Селекционный материал	Количество образцов, шт.
I	Учреждения международной сети КАСИБ, Омский ГАУ, Омский АНЦ, США	Сорта России и Казахстана из питомников КАСИБ, реестровые сорта Омского ГАУ и Омского АНЦ, сорта из США	210
II	Омский ГАУ	Сорта питомников ПСИ и КСИ	54
III	ВИР	Местные и стародавние сорта пшеницы из коллекции ВИР (ландрасы)	113
IV	Омский ГАУ	Селекционные линии, полученные скрещиванием сортов пшеницы омской селекции с синтетиками на основе <i>Ae. tauschii</i> из CIMMYT и университета Киото (Япония)	95
V	Стандарты	Памяти Азиева, Дуэт, Элемент 22	3
Всего			475

В 2020 г. для генотипирования материала, представленного в таблице 1, проводили отбор проб из листьев растений на стадии колошения. Собранный материал в 96-луночных планшетах отправляли в лабораторию LGC-Genomics (Великобритания), где была выполнена идентификация генов, контролирующих хозяйственно ценные признаки, с использованием 64-х KASP-маркеров. Закладка селекционных питомников, учеты и наблюдения проведены в соответствии с общепринятой методикой селекционного процесса (Гончаров и Гончаров, 2009). В качестве стандартов использовали среднеранний сорт Памяти Азиева, среднеспелый – Дуэт и среднепоздний – Элемент 22.

В 2020–2021 гг. в Омской области наблюдалась сухая жаркая погода – средняя температура в период вегетации яровой пшеницы составила 16,8–17,1 °C, сумма осадков – 167–168 мм соответственно. Статистическую обработку полученных данных проводили методом дисперсионного анализа по методике, изложенной в пособии Б. А. Доспехова (2014). Для проверки влияния генов, сцепленных с KASP-маркерами, на фенотипическое проявление хозяйственно ценных признаков сравнивали две группы сортообразцов: с наличием «благоприятного аллеля» – условно A:A и без «благоприятного аллеля» – G:G (Шаманин и др., 2021; Rasheed et al., 2016). Достоверность различий между сравниваемыми группами оценивали с помощью t-критерия Стьюдента при $p < 0,05$ по формуле:

$$t = \frac{M_x - M_y}{\sqrt{\frac{S_x^2}{n_x} + \frac{S_y^2}{n_y}}};$$

$$S^2 = \frac{\sum (x - M^2)}{n - 1},$$

где M_x и M_y – средние значения для двух групп – A:A и G:G; n_x и n_y – интервалы выборки двух групп; x – результаты наблюдений; n – количество наблюдений в опыте; S^2 – стандартное отклонение.

Результаты и их обсуждение. Сравнительный анализ результатов генотипирования между изученными группами сортообразцов свидетельствует о наличии генотипических различий по частоте встречаемости SNP-локусов, детерминирующих важные для селекционной практики признаки (табл. 2). Следует отметить, что сортообразцы первой и второй групп имели значительное сходство, что свидетельствует о генетической близости современных сортов, несмотря на географическую разобщенность изучаемого материала. Сорта стародавней пшеницы (ландрасы) имеют определенное сходство с современными сортами, однако значительная часть идентифицированных у них генов является оригинальной. Полученные результаты выявили дифференциацию селекционных линий, созданных скрещиванием местных сортов пшеницы и синтетиков на основе *Ae. tauschii*, от других групп образцов изученной выборки. Из 64 использованных маркеров представлены KASP-маркеры, ассоциированные с генами качества зерна, устойчивости к болезням и засухе у изученных сортов и линий пшеницы. «Благоприятный аллель» локуса *Glu-B1* (*Bx7^{DE}*), оказывающий повышенное влияние на хлебопекарное качество, идентифицирован у 16,8 % сортов стародавней пшеницы; 13,0 % сортов питомников ПСИ и КСИ; 3,3 % современных сортов.

Таблица 2. Основные KASP-маркеры, ассоциированные с генами качества зерна, устойчивости к болезням и засухе пшеницы
Table 2. Main KASP-markers associated with grain quality, disease and drought resistance genes

Маркер / ген	Фенотип	Доля образцов с «благоприятным аллелем», %			
		Группа образцов			
		I	II	III	IV
Bx13_SNP / <i>Glu-B1</i>	Высокое хлебопекарное качество	3,3	13,0	16,8	4,2
<i>Glu-D1d</i> _SNP / <i>Glu-D1</i>	«—»	55,7	63,0	16,8	47,4
GCP_DUP / <i>Gpc-B1</i>	Высокое содержание белка в зерне	0	1,9	4,4	0
TaGS-D1_SNP / <i>TaGS-D1</i>	Высокая масса 1000 зерен	69,0	61,1	72,6	53,7
TGW7A_985 / <i>TaTGW-7A</i>	«—»	94,9	50,6	87,6	97,0
TaGASR_IND / <i>TaGASR-A1</i>	«—»	4,4	7,4	4,4	3,2
wMAS000021 / <i>TaSus2-2B</i>	«—»	6,1	13,0	6,2	1,1
wMAS000020 / <i>Tsn1</i>	Устойчивость к септориозу	16,4	37,0	37,2	25,3
Ku_c19185_1569 / <i>Rht8</i>	Короткостебельность	70,9	74,1	64,6	81,5
wMAS000005_sr2 / <i>Sr2</i>	Устойчивость к стеблевой ржавчине	15,9	11,1	26,5	10,5
wMAS000011 / 1BL.1RS	Устойчивость к листовым болезням	23,5	37,0	0	66,3
TaDreb_SNP / <i>TaDreb-B1</i>	Устойчивость к засухе	53,1	27,8	27,4	41,1
fehW3_SNP / <i>1-feh w3</i>	«—»	34,3	50,0	36,2	29,5

Ген *Glu-D1* выявлен у большинства современных сортов и селекционного материала ПСИ/КСИ – 55,7 и 63,0 % соответственно. В современных сортах (I и IV группы) отсутствует ген *Gpc-B1*, контролирующий высокое содержание белка в зерне. Источниками могут служить некоторые ландрасы пшеницы, у которых этот ген выявлен (4,4 % от общего количества), а также отдельные сорта из ПСИ и КСИ Омского ГАУ (1,9 %). Маркеры, сцепленные с генами массы 1000 зерен, вносящими определенный вклад в качество зерна и формирование урожайности, *TaGS-D1* и *TaTGW-7A* детектированы у всех четырех групп изученных образцов – 50,6–97,0 %. Пшенично-ржаная транслокация 1BL.1RS, контролирующая устойчивость к ржавчинным болезням и наличие которой в генотипе сопряжено с низким хлебопекарным качеством, не выявлена в генотипах ландрас, в генотипах современных сортов пшеницы и сортов ПСИ/КСИ, ее доля составляла 23,5–37,0 %. Ген устойчивости к септориозу – у 25,3 % синтетического материала и 37,2 % стародавней пшеницы; ген устойчивости к стеблевой ржавчине *Sr2* идентифицирован у 26,5 % ландрас и 10,5 % селекционного материала на основе синтетиков. Доля сортов современной селекции, несущих указанные выше гены устойчивости, составила 16,4 и 15,9 % соответственно. Для всех современных сортов пшеницы, ландрас и селекционного материала на основе синтетиков выявлена определенная частота встречаемости генотипов с генами засухоустойчивости: по *TaDreb-B1* – от 27,4 % у ландрас до 53,1 % у сортов современной селекции; по гену *1-feh w3* – от 29,5 % у селекционного материала Омского ГАУ, созданного на основе синтетических линий, до 50 % у сортов из ПСИ и КСИ.

По результатам фенотипирования растений в полевых и лабораторных опытах 2020–2021 гг. проведена оценка четырех групп сортообразцов (табл. 1), что позволило выявить вклад отдельных генов в фенотипическое проявление

признаков продуктивности растений и качества зерна (табл. 3). Математический анализ вклада генов, идентифицированных с использованием KASP-маркеров, показал, что наибольший вклад в продуктивность растений и качество зерна связан с локусами в хромосомах 2D и 4D (маркеры S2D_506778844 и S4D_498573207; гены *TraesCS2D01G395500.1* и *TraesCS4D01G341800.1* соответственно), контролирующими суммарную длину и объем корневой системы, за исключением содержания клейковины в зерне в 2021 году. SNP эффект данных локусов за два года полевых исследований составил 7,29–14,58 г по массе 1000 зерен; 0,41–2,22 т/га по урожайности; 1,28–3,82 % по накоплению белка в зерне и 6,79–12,3 шт. зерен главного колоса (для локуса S2D_506778844). Ген засухоустойчивости *TaDreb-B1* (*TaDreb_SNP*) оказывал положительный эффект на озерненность колоса (3,57 шт.) и урожайность (0,49 т/га), но несущественно снижал содержание белка (–0,46 %) и клейковины (–1,12 %) в зерне в 2021 г., характеризующимся засушливыми условиями вегетации. В условиях засушливого 2021 г. выявлен достоверный вклад гена *TraesCS6D01G117500.1* (S6D_83156449), отвечающего за число продуктивных колосьев на единицу площади, в формирование урожайности (0,52 т/га) и массы 1000 зерен (4,76 г).

Положительный вклад в накопление белка в зерне (0,86–2,16 %) отмечен по гену *GPC-B1* (wMAS000017) и локусу *TraesCS2D01G316300.1* (S2D_405601286), отвечающим за накопление сухой биомассы в генеративной части растения (Кхоз. колоса); по гену *TraesCS2A01G506900.1* (S2A_734585818), контролирующему морфометрические параметры зерновки – по накоплению белка (2,09 %) и клейковины в зерне (5,30 %) в 2021 году. Лучшие линии яровой пшеницы селекции Омского ГАУ, выделенные по результатам отбора с помощью KASP-маркеров, представлены в таблице 4.

Таблица 3. KASP-маркеры, ассоциированные с генами продуктивности и качества зерна, их вклад в фенотипическое проявление признаков, 2020–2021 гг.
Table 3. KASP-markers associated with grain productivity and quality genes, their contribution to the phenotypic manifestation of traits, 2020–2021

Маркер	Хромосома	Критерий Стьюдента (p)	SNP-эффект	Критерий Стьюдента (p)	SNP-эффект
		2020 г.		2021 г.	
Число зерен в колосе (шт.)					
TaDreb_SNP	3B	–	–	0,001	3,57
S2D_506778844*	2D	0,048	6,79	0,015	12,3
S4D_498573207	4D	–	–	0,015	6,13
Масса 1000 зерен (г)					
S2D_405601286	2D	0,016	9,26	–	–
S2D_506778844*	2D	0,016	13,20	0,037	14,6
S4D_498573207*	4D	0,001	12,72	0,037	7,29
S6D_83156449	6D	–	–	0,015	4,76
Урожайность (т/га)					
wMAS000021	2B	0,050	0,22	–	–
TaDreb_SNP	3B	–	–	0,01	0,49
S2D_506778844*	2D	0,040	0,62	0,01	2,22
S4D_498573207*	4D	0,050	0,41	0,01	1,11
S6D_83156449	6D	–	–	0,02	0,52
Содержание белка в зерне (%)					
S2A_734585818	2A	–	–	0,004	2,09
TaDreb_SNP	3B	–	–	0,027	–0,46
wMAS000017*	6B	0,001	1,21	0,013	0,86
S2D_405601286*	2D	0,002	1,24	0,002	2,16
S2D_506778844*	2D	0,032	1,28	0,001	3,82
S4D_498573207*	4D	0,001	1,81	0,001	1,91
Содержание клейковины в зерне (%)					
S2A_734585818	2A	–	–	0,0030	5,30
TaDreb_SNP	3B	–	–	0,0124	–1,12
wMAS000017	6B	0,001	2,39	–	–
S2D_405601286	2D	0,010	2,05	–	–
S4D_498573207	4D	0,026	2,31	–	–

Примечание. * – локусы, для которых выявлены достоверно значимые ассоциации за два года.

Таблица 4. Характеристика перспективных линий, выделенных с помощью KASP-маркеров, КСИ, в среднем за 2020–2021 гг.
Table 4. Characteristics of promising lines identified with KASP-markers, CVT, mean in 2020–2021

Сорт, линия	Родословная	Белок, %	Клейковина, %	Урожайность, т/га	Идентифицированные гены
Среднеранние					
Памяти Азиева, St	–	17,1	31,5	2,90	<i>Glu-D1</i>
Лютесценс 34-16	Omskaya 36 / Bavis // Tertsiya	16,8	29,3	3,09*	<i>TaDreb-B1, Glu-D1, Wsm2, CmcTAM112, Lr14a, Lr37, Sr9b</i>
Лютесценс 34-17	Lutescens 210.99.10 /3/ SRN / Ae.sq. (358) // Milan / SHA7 /4/ Chelyaba yubileynaya	17,2	33,3	3,16*	<i>TaDreb-B1, 1BL.1RS, Glu-D1, Wsm2, Lr21, Sr9b, Sr11</i>
HCP ₀₅		1,03	3,69	0,13	
Среднепоздние					
Дуэт, St	–	16,7	31,0	3,16	<i>Glu-D1, Sr33</i>
Лютесценс 81-17	Eritropermum 55-94-01-20 /5/ PYN / BAU /3/ MON / IMU // ALD / PVN /4/ VEE#5 / Sara // Ducuka /6/ Fiton 42	17,1	31,6	3,11	<i>Glu-D1, 1BL.1RS, Wsm2, Lr14a, Lr21, Sr9b, Sr11</i>
Лютесценс 89-18	GLE /3/ KA / NAC // TRCH /4/ Omskaya 37 / Lutescens 241-00-4	17,9*	33,3*	3,03	<i>Glu-D1, 1BL.1RS, Wsm2, Rht8, Lr16, Lr34, Sr9b, Sr11</i>
HCP ₀₅		0,74	1,98	0,15	

Окончание табл. 4

Сорт, линия	Родословная	Белок, %	Клейковина, %	Урожайность, т/га	Идентифицированные гены
Среднепоздние					
Элемент 22, St	–	18,8	36,7	3,02	<i>TaDreb-B1</i> , 1BL.1RS, <i>Lr21</i> , <i>Sr35</i>
Лютесценс 62-19	Tulaikovskaya 5 / Tulaikovskaya belozyornaya	18,2	34,3	3,34*	<i>TaDreb-B1</i> , <i>Glu-D1</i> , 1BL.1RS, <i>Wsm2</i> , <i>CmcTAM112</i> , <i>Tsn1</i> , <i>Rht8</i> , <i>LrCen</i> , <i>Lr14a</i> , <i>Lr21</i> , <i>Sr9b</i> , <i>Sr33</i>
Лютесценс 70-19	Lutescens 210.99.10 /3/ KA / NAC // TRCH /4/ Altaskaya 530	17,8	35,1	3,02	1BL.1RS, <i>Rht8</i> , <i>Wsm2</i> , <i>Lr14a</i> , <i>Lr21</i> , <i>Lr34</i> , <i>Sr2</i> , <i>Sr9b</i> , <i>Sr11</i>
HCP ₀₅		1,19	2,94	0,16	

Примечание. * – превышение над стандартом.

Сорта получены в рамках программы челночной селекции методом сложных ступенчатых скрещиваний с участием образцов из генбанка CIMMYT. У большинства выделенных линий присутствует в генотипе пшенично-ржаная транслокация 1BL.1RS, часто встречающаяся в родословных местных сортов, использованных для повышения адаптивности сортов челночной селекции. Аллель гена *Glu-D1* (5+10), обуславливающий более высокую балльную оценку хлебопекарного качества, также широко распространен у сортов КСИ, включая стандарты Памяти Азиева и Дуэт. С помощью KASP-маркеров отобраны сорта с пирамидой генов устойчивости к бурой и стеблевой ржавчине: *LrCen*, *Lr14a*, *Lr16*, *Lr21*, *Lr34*, *Sr2*, *Sr11*, *Sr9b*, *Sr33*; к вирусу полосатой мозаики пшеницы (ВПМП) – *Wsm2* и к переносчику этого вируса (клещу *Aceria tulipae*) – *CmcTAM112*. В условиях жесткой засухи выделенные сорта формировали урожайность >3,0 т/га, имели высокое содержание белка (16,8–18,2 %) и клейковины – 29,3–35,1 %. Эффективный для Западной Сибири ген засухоустойчивости *TaDreb-B1* детектирован у среднеранних сортов Лютесценс 34-16, Лютесценс 34-17 и среднепозднего сорта Лютесценс 62-19, которые достоверно превосходили стандарты по урожайности на 0,19–0,32 т/га.

Выводы. Платформы генотипирования KASP-маркеров большого количества сортов яровой мягкой пшеницы современной селекции из различных регионов России, Казахстана и США имели значительное сходство, что свидетельствует об их генетической близости, несмотря на географическую разобщенность, это означает уязвимость зернового производства в случае масштабных эпифитотий и засухи. Предпочтительный для хлебопекарного качества гаплотип *Glu-D1* (5+10) – 55,7–63,0 %; гаплотипы *TaGS-D1a* и *TaTGW-7Aa*, связанные с высокой массой 1000 зерен, – 50,6–94,9%; гаплотипы *TaDreb-B1a* и «*Westonia type*», связанные с повышенной засухоустойчивостью, – 27,8–53,1 %; гаплотип *Rht8c* – 70,9–74,1 %, снижающий вы-

соту растения, преобладают в генотипах современных сортов пшеницы и селекционном материале Омского ГАУ (группы образцов I и II). Это свидетельствует о целенаправленном пирамидировании ценных аллелей в генотипе современных сортов и давлении искусственного отбора на благоприятные гаплотипы в процессе селекции.

Отмечено достоверное влияние параметров корневой системы (гены *TraesCS2D01G395500.1* и *TraesCS4D01G341800.1* в хромосомах 2D и 4D) на увеличение крупности зерна и урожайности; гена засухоустойчивости *TaDreb-B1* – на увеличение озерненности колоса и урожайности. В повышение питательной ценности зерна и накопление белка в зерне существенный вклад вносили гены *GPC-B1* и *TraesCS2D01G316300.1*, отвечающие за ремобилизацию азота, накопление белка и сухой биомассы в зерне. Эти и другие гены с достоверными положительными эффектами целесообразно пирамидировать в генотипах сортов яровой мягкой пшеницы в условиях Западно-Сибирского региона.

Сорта, выделенные по результатам отбора с помощью KASP-маркеров, испытываются в КСИ: с пирамидой генов устойчивости к бурой и стеблевой ржавчине – Лютесценс 81-17, Лютесценс 89-18, Лютесценс 70-19; с геном засухоустойчивости *TaDreb-B1*, достоверно превышающие стандарты по урожайности – Лютесценс 34-16, Лютесценс 34-17, Лютесценс 62-19.

Финансирование. Полевые исследования проведены при поддержке Министерства сельского хозяйства РФ; определение качества зерна – при поддержке Министерства науки и высшего образования РФ (соглашение № 075-15-2021-534 от 28.05.2021 г.); анализ структуры урожая стародавних сортов пшеницы и статистическая обработка экспериментальных данных – при поддержке Российского научного фонда (соглашение № 22-16-20008 от 23.03.2022 г.).

Библиографические ссылки

1. Гончаров Н.П., Гончаров П.Л. Методические основы селекции растений. Новосибирск: Изд-во «Гео», 2009. 427 с.
2. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). 5 издание, перераб. и доп., стереотип. изд. М.: Альянс, 2014. 351 с.
3. Хлесткина Е.К., Пшеничникова Т.А., Усенко Н.И., Отмахова Ю.С. Перспективные возможности использования молекулярно-генетических подходов для управления технологическими свойствами зерна пшеницы в контексте цепочки «зерно–мука–хлеб» // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2016. № 20 (4). С. 511–527. DOI: 10.18699/VJ15.140.
4. Шаманин В.П., Шепелев С.С., Пожерукова В.Е., Потоцкая И.В., Кочерина Н.В., Lohwasser U., Börner A., Чесноков Ю.В. Картирование QTL у гексаплоидной мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) в условиях Западно-Сибирской равнины // Сельскохозяйственная биология. 2018. Т. 53, № 1. С. 50–60. DOI: 10.15389/agrobiology.2018.1.50rus.
5. Шаманин В.П., Шепелев С.С., Потоцкая И.В., Чурсин А.С., Пожерукова В.Е., Кузьмин О.Г., Гладких М.С., Моргунов А.И. Гексаплоидные синтетики и эффективные гены для селекции пшеницы в условиях Западной Сибири. Омск: Изд-во Омского ГАУ, 2021. 172 с.
6. Gautam T., Dhillon G.S., Saripalli G., Rakhi, Singh V.P., Prasad P., Kaur S., Chhuneja P., Sharma P.K., Balyan H.S., Gupta P.K. Marker-assisted pyramiding of genes/QTL for grain quality and rust resistance in wheat (*Triticum aestivum* L.) // Mol. Breeding. 2020. Vol. 40, P. 49. DOI: 10.1007/s11032-020-01125-9.
7. Gupta P.K., Balyan H.S., Chhuneja P., Jaiswal J.P., Tamhankar S. et al. Pyramiding of genes for grain protein content, grain quality and rust resistance in eleven Indian bread wheat cultivars: A multi-institutional effort // Molecular Breeding. 2022. Vol. 42, № 4. Article number: 21. DOI: 10.1007/s11032-022-01277-w.
8. Kuchel H., Langridge P., Mosione L., Williams K., Jefferies S.P. The genetic control of milling yield, dough rheology and baking quality of wheat // Theoretical and Applied Genetics. 2006. Vol. 112, P. 1487–1495. DOI: 10.1007/s00122-006-0252-z.
9. Li C-X, Xu W-G, Guo R., Zhang J-Z, Qi X-Li, Hu L., Zhao M-Z. Molecular marker assisted breeding and genome composition analysis of Zhengmai 7698, an elite winter wheat cultivar // Scientific Reports. 2018. Vol. 8, Article number: 322. DOI: 10.1038/s41598-017-18726-8.
10. Li S., Zhang C., Li J., Yan L., Wang N., Xia L. Present and future prospects for wheat improvement through genome editing and advanced technologies // Plant Comm. 2021. Vol. 2(4), P. 100211. DOI: 10.1016/j.xplc.2021.100211.
11. Rasheed A., Wen W., Gao F., Zhai S., Jin H., Liu J., Guo Q., Zhang Y., Dreisigacker S., Xia X., He Z. Development and validation of KASP assays for functional genes underpinning key economic traits in wheat // Theoretical and Applied Genetics. 2016. Vol. 129, P. 1843–1860. DOI: 10.1007/s00122-016-2743-x.
12. Rasheed A., Xia X. From markers to genome-based breeding in wheat // Theor. Appl. Genet. 2019. Vol. 132, Article number: 767784. DOI: 10.1007/s00122-019-03286-4.
13. Ravel C., Faye A., Ben-Sadoun S., Ranoux M., Dardevet M., Dupuits C., Exbrayat F., Poncet C., Sourdis P., Branlard G. SNP markers for early identification of high molecular weight glutenin subunits (HMW-GSs) in bread wheat // Theoretical and Applied Genetics. 2020. Vol. 133, P. 751–770. DOI: 10.1007/s00122-019-03505-y.
14. Shchukina L.V., Lapochkina I.F., Pshenichnikova T.A. Phenotypic diversity of bread wheat lines with introgressions from the diploid cereal *Aegilops speltoides* for technological properties of grain and flour // Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2020. Vol. 24(7), P. 738–746. DOI: 10.18699/VJ20.668.
15. Tabbita F., Pearce S., Barneix Atilio J. Breeding for increased grain protein and micronutrient content in wheat: Ten years of the GPC-B1 gene // Journal of Cereal Science. 2017. Vol. 1, P. 183–191. DOI: 10.1016/j.jcs.2017.01.003.

References

1. Goncharov N.P., Goncharov P.L. Metodicheskie osnovy seleksii rastenii [Methodological basis of plant breeding]. Novosibirsk: Izd-vo «Geo», 2009. 427 s.
2. Dospekhov, B.A. Metodika polevogo opyta (s osnovami statisticheskoi obrabotki rezul'tatov issledovaniy) [Methodology of a field trial (with the basics of statistical processing of the study results)]. 5 izdanie, pererab. i dop., stereotip izd. M.: Al'yans, 2014. 351 s.
3. Khlestkina E.K., Pshenichnikova T.A., Usenko N.I., Otmakhova Yu.S. Perspektivnye vozmozhnosti ispol'zovaniya molekulyarno-geneticheskikh podkhodov dlya upravleniya tekhnologicheskimi svoystvami zerna pshenitsy v kontekste tsepochki «zerno–muka–khleb» [Promising possibilities of using molecular genetic approaches to control the technological properties of wheat grain in the context of the “grain–flour–bread” chain] // Vavilovskii zhurnal genetiki i seleksii. 2016. № 20 (4). S. 511–527. DOI: 10.18699/VJ15.140.
4. Shamanin V.P., Shepelev S.S., Pozherukova V.E., Pototskaya I.V., Kocherina N.V., Lohwasser U., Börner A., Chesnokov Yu. V. Kartirovanie QTL u geksaploidnoi myagkoi pshenitsy (*Triticum aestivum* L.) v usloviyakh Zapadno-Sibirskoi ravniny [QTL mapping in hexaploid bread wheat (*Triticum aestivum* L.) in the conditions of the West Siberian Plain] // Sel'skokhozyaistvennaya biolo-giya. 2018. T. 53, № 1. S. 50–60. DOI: 10.15389/agrobiology.2018.1.50rus.
5. Shamanin V.P., Shepelev S.S., Pototskaya I.V., Chursin A.S., Pozherukova V.E., Kuz'min O.G., Gladkikh M.S., Morgunov A.I. Geksaploidnye sintetiki i effektivnye geny dlya seleksii pshenitsy v usloviyakh Zapadnoi Sibiri [Hexaploid synthetics and effective genes for wheat breeding in the Western Siberia]. Omsk: Izd-vo Omskogo GAU, 2021. 172 s.

6. Gautam T., Dhillon G.S., Saripalli G., Rakhi, Singh V.P., Prasad P., Kaur S., Chhuneja P., Sharma P.K., Balyan H.S., Gupta P.K. Marker-assisted pyramiding of genes/QTL for grain quality and rust resistance in wheat (*Triticum aestivum* L.) // *Mol. Breeding*. 2020. Vol. 40, P. 49. DOI: 10.1007/s11032-020-01125-9.
7. Gupta P.K., Balyan H.S., Chhuneja P., Jaiswal J.P., Tamhankar S. et al. Pyramiding of genes for grain protein content, grain quality and rust resistance in eleven Indian bread wheat cultivars: A multi-institutional effort // *Molecular Breeding*. 2022. Vol. 42, № 4. Article number: 21. DOI: 10.1007/s11032-022-01277-w.
8. Kuchel H., Langridge P., Mosionek L., Williams K., Jefferies S.P. The genetic control of milling yield, dough rheology and baking quality of wheat // *Theoretical and Applied Genetics*. 2006. Vol. 112, P. 1487–1495. DOI: 10.1007/s00122-006-0252-z.
9. Li C-X, Xu W-G, Guo R., Zhang J-Z, Qi X-Li, Hu L., Zhao M-Z. Molecular marker assisted breeding and genome composition analysis of Zhengmai 7698, an elite winter wheat cultivar // *Scientific Reports*. 2018. Vol. 8, Article number: 322. DOI: 10.1038/s41598-017-18726-8.
10. Li S., Zhang C., Li J., Yan L., Wang N., Xia L. Present and future prospects for wheat improvement through genome editing and advanced technologies // *Plant Comm.* 2021. Vol. 2(4), Article number: 100211. DOI: 10.1016/j.xplc.2021.100211.
11. Rasheed A., Wen W., Gao F., Zhai S., Jin H., Liu J., Guo Q., Zhang Y., Dreisigacker S., Xia X., He Z. Development and validation of KASP assays for functional genes underpinning key economic traits in wheat // *Theoretical and Applied Genetics*. 2016. Vol. 129, P. 1843–1860. DOI: 10.1007/s00122-016-2743-x.
12. Rasheed A., Xia X. From markers to genome-based breeding in wheat // *Theor. Appl. Genet.* 2019. Vol. 132, Article number: 767784. DOI: 10.1007/s00122-019-03286-4.
13. Ravel C., Faye A., Ben-Sadoun S., Ranoux M., Dardevet M., Dupuits C., Exbrayat F., Poncet C., Sourdille P., Branlard G. SNP markers for early identification of high molecular weight glutenin subunits (HMW-GSs) in bread wheat // *Theoretical and Applied Genetics*. 2020. Vol. 133, P. 751–770. DOI: 10.1007/s00122-019-03505-y.
14. Shchukina L.V., Lapochkina I.F., Pshenichnikova T.A. Phenotypic diversity of bread wheat lines with introgressions from the diploid cereal *Aegilops speltoides* for technological properties of grain and flour // *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2020. Vol. 24(7), P. 738–746. DOI: 10.18699/VJ20.668.
15. Tabbita F., Pearce S., Barneix Atilio J. Breeding for increased grain protein and micronutrient content in wheat: Ten years of the GPC-B1 gene // *Journal of Cereal Science*. 2017. Vol. 1, P. 183–191. DOI: 10.1016/j.jcs.2017.01.003.

Поступила: 30.01.23; доработана после рецензирования: 19.02.23; принята к публикации: 19.02.23.

Критерии авторства. Авторы статьи подтверждают, что имеют на статью равные права и несут равную ответственность за плагиат.

Конфликт интересов. Авторы статьи заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Авторский вклад. Шепелев С.С. – выполнение полевых опытов, сбор данных, математическая обработка; Потоцкая И.В. – анализ данных, обзор литературы и написание статьи; Чурсин А.С. – проведение полевых исследований; Моргунов А.И. – подбор коллекции пшеницы, систематизация результатов опытов; Шаманин В.П. – концептуализация и интерпретация результатов исследований.

Все авторы прочитали и одобрили окончательный вариант рукописи.